ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29 (235.222)

Е.А. Давыдов **E. Davydov**

ДОПОЛНЕНИЯ К ВИДОВОМУ СОСТАВУ ЛИШАЙНИКОВ АЛТАЙСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ. I.

ADDITIONS TO THE LICHEN BIOTA OF ALTAI MOUNTAINS (SIBERIA). I.

В статье обсуждаются флористические находки. *Xanthoanaptychia villosa* (Ach.) S. Kondr. et Kärnefelt subsp. *brevior* (Nyl.) S. Kondr. et Kärnefelt указан впервые для России; *Caloplaca grimmiae* (Nyl.) H. Olivier – для азиатской части России; *Lecidea haerjedalica* H. Magn. – для Казахстана; *Biatora chrysantha* (Zahlbr.) Printzen, *Epilichen scabrosus* (Scherb.) Hafellner, *Myelochroa aurulenta* (Tuck.) Elix ex Hale, *Phaeophyscia chloantha* (Ach.) Moberg – для Западной Сибири; *Acarospora jeniseensis* H. Magn., *Caloplaca executa* (Nyl.) Dalla Torre et Sarnth., *C. lithophila* H. Magn., *Lecidea auriculata* Th. Fr., *L. promiscens* Nyl., *Mycobilimbia carneoalbida* (Müll. Arg.) comb. ined., *M. tetramera* (De Not.) Vitik. et al., *Pyxine sorediata* (Ach.) Mont., *Stycta limbata* (Sm.) Ach., *Toninia opuntioides* (Vill.) Timdal, *Umbilicaria lyngei* Schol., *U. torrefacta* (Lightf.) Schrad., *Usnea longissima* Ach. – новые для лихенобиоты Северо-Западного Алтая (Алтайский край). Дана информация о новых местонахождениях редких видов: *Acarospora fulva* Golubk., *Arthonia didyma* Körb., *Punctelia subrudecta* (Nyl.) Krog, *Ramalina vogulica* Vain. Для равнинной части Алтайского края указан *Xanthoanaptychia villosa* (Ach.) S. Kondr. et Kärnefelt subsp. *lacunosa* (Rupr.) S. Kondr. et Kärnefelt. Для каждого вида цитируются этикетки, даются сведения об общем распространении.

В работах разных авторов содержание и объем понятия Алтай сильно отличаются (Малолетко, 1999). Под Алтайской горной страной мы понимаем горную систему в Южной Сибири. Территория Алтая административно поделена между 4-мя странами: Россией, Казахстаном, Монголией и Китаем. В настоящее время видовой состав лишайников наиболее полно изучен на территории Русского Алтая, для которого приводится более 900 видов (Макрый, 1986; Седельникова, 1990; Давыдов, 2001). Сведения о лихенофлоре монгольской части Алтая обобщены в работах Н.С. Голубковой (1981) и Л.Г. Бязрова (2002). Итоги работ по изучению лишайников казахстанской части Алтая содержатся во “Флоре споровых растений Казахстана” (Андреева, 1978, 1983, 1987). Материалы по Китайскому Алтаю наименее полные (Wei, 1991; Abbas et al., 2001).

В настоящей статье обобщена информация по флористическим находкам на территории российской части Алтая, в основном относящаяся к Алтайскому краю. Один вид новый для Алтая приводится с территории Казахстана.

Для каждого вида цитируются этикетки, даются сведения об общем распространении. Коллекционный материал хранится в гербарии Ботанического сада Алтайского университета (ALTB), некоторые дублеты переданы в LE и M.

Новые подвиды для лихенобиоты России

Xanthoanaptychia villosa (Ach.) S. Kondr. et Kärnefelt subsp. ***brevior*** (Nyl.) S. Kondr. et Kärnefelt (≡*Teloschistes brevior* (Nyl.) Hillmann).

Исследованные образцы: Алтайский край, Краснощековский район, Тигирекский хребет, правый берег р. Иня, 2 км выше пос. Тигирек, г. Инская (867 м над ур. м.), 51°09' с. ш., 83°04' в. д., выс. 600–800 м над ур. м. На заросших мхами и лишайниками карбонатных скалах. 11.VII.1996. Собр. Давыдов Е.А. № 5975. Материал без апотециев.

В недавней обработке С.Я. Кондратюка (2004) вид приводится только для Средней Азии (Киргизия, Таджикистан, Китай). Наша находка уточняет распространение подвида и находится на северо-восточной границе ареала. Необходимо отметить, что в указанном местообитании найдены другие редкие теплолюбивые виды с азиатским распространением, основной ареал которых находится южнее, например *Catapyrenium krylovianum* (Tomin) Breuss, *Aspicilia lacteola* Oxner (Давыдов, 2001), не встреченные пока нигде более на Алтае.

Teloschistes brevior (Nyl.) Hillmann и *T. lacunosus* (Rupr.) Savicz до последнего времени рассматривались как самостоятельные виды, в настоящее время приобрели статус подвидов *Xanthoanaptychia villosa* (≡*Teloschistes villosus* (Ach.) Norman). Находка в Алтайском крае *X. villosa* subsp. *lacunosa* упоминалась в тезисах конференции (Давыдов, Скачко, 2002) без точного указания места сбора.

Xanthoanaptychia villosa (Ach.) S. Kondr. et Kärnefelt subsp. ***lacunosa*** (Rupr.) S. Kondr. et Kärnefelt (≡*Teloschistes lacunosus* (Rupr.) Savicz)

Исследованные образцы: Угловский район, в 16 км юго-восточнее с. Лаптев Лог, окрестности оз. Большой Тассор, 51°19' с. ш., 80°23' в. д., выс. 180 м над ур. м. Каменистые сухие степи, полупустыни на красноцветных глинах с гипсом, в сообществах с доминированием пустынных кустарничков (*Anabasis salsa, Atriplex cana, Suaeda physophora*). 14.V.1999. Собр. Хрусталева И.А., Маслова О.М. (ALTB № L-5175).

X. villosa subsp. *lacunosa* распространен в Средиземноморье, на юго-востоке европейской части России (Астраханская обл.), Казахстане, главным образом на почве, иногда прикреплен к остаткам растений в сухостепных, полупустынных и пустынных районах (Кондратюк, 2004). В литературе имеется также указание вида на территории юго-восточной Тувы – нагорье Сангилен (Седельникова, 1985). Подвид рекомендован к охране на Федеральном уровне (Кулаков, 1998). Предложен для охраны в Алтайском крае (Давыдов, Скачко, 2002).

Новый вид для Казахстана

Lecidea haerjedalica H. Magn.

Исследованные образцы: Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., хр. Сарымсакты, пер. Путочный, выс. 2500 м. Осыпи. 16.VII.1988. Собр. Мырзакулова З.С. (№ 337). ALTB № L-5164 (дубль в M). Опр. Hertel H., An. № 4168.

Вид описан из Швеции (Magnusson, 1948), распространен в горах Европы (Исландия, Норвегия, Швеция, Италия, Австрия, Великобритания) (Hertel, 1975a; Hafellner, 2001), обнаружен в Северной Америке на Аляске (Fryday, 2004). В Азии представлен также подвидом *L. haerjedalica* var. *gyrodisca* Hertel, описанным из Гималаев (Непал) (Hertel, 1975b, 1977). Типовой подвид приводится впервые для Азии. Исследованный образец характеризуется очень темным гипотецием.

Новый вид для азиатской части России

Caloplaca grimmiae (Nyl.) H. Olivier (=*C. consociata* J. Steiner)

Исследованные образцы: Алтайский кр., Краснощековский район, Тигирекский хр., окрестности пос. Тигирек, территория Тигирекского заповедника, подножие г. Чайная, юго-восточный остепненный закустаренный склон, 51°08' с. ш. 83°01' в. д., выс. 500–700 м над ур. м. Паразитирует на *Candellariella vitellina* (Ehrh.) Müll.Arg., растущей на выходах скал 1.V.2003. Собр. Давыдов Е.А. № 5511.

В России вид известен с территорий Карелии, Северного Кавказа, Приморского края. Распространен в Европе, Азии, Северной Америке (Кондратюк и др., 2004).

Новые виды для Западной Сибири

Biatora chrysantha (Zahlbr.) Printzen (≡*Lecidea crysantha* Zahlbr., =*L. incana* Ach. ex Sommerf., =*L. gyrophorica* Tønsb.)

Исследованные образцы: Алтайский кр. Змеиногорский район, западная часть Тигирекского хр., в 4 км к югу от п. Андреевский, левый бер. р. Малая Амелиха. 51°04.20' с. ш., 82°50.54' в. д., выс. 764 м над ур. м. Черневая тайга пихтово-осиновая, в основании ствола березы 26.VI.2003. Собр. Давыдов Е.А. № 5666 (ALTB, дубль в M). Там же, левый берег р. Белая, 2 км выше впадения р. Глухариха. 50°59.7' с. ш., 82°47.8' в. д., выс. 550 над ур. м. Черневая тайга на коре березы. 7.VIII.2003. Собр. Давыдов Е.А. № 5739. Там же, долина р. Большая Ускучевка между с. Бугрышиха и п. Андреевский. 51°11.2' с. ш., 82°48.3' в. д., выс. 560 м над ур. м. Темнохвойная тайга, в основании ствола березы, на коре и поверх мхов. 25.VI.2003. Собр. Давыдов Е.А. № 5664 (ALTB, дубль в M). Там же, темнохвойная тайга, в основании ствола *Abies sibirica*. 25.VI.2003. Собр. Давыдов Е.А. № 5665 (ALTB, дубль в M).

Распространен в Европе и Северной Америке, известен из Северной Азии (плато Путорана) (Printzen, 1995). Вероятно, широко распространенный на Алтае

вид. Апотеции не обнаружены.

Epilichen scabrosus (Ach.) Clem. ex Hafellner

Исследованные образцы: Республика Алтай, Усть-Коксинский район, Катунский хр. заповедник «Катунский», верховья р. Озерная (левый приток) перед перевалом Хазинихинский (2400 м). 49°47.5' с. ш., 85°57' в. д., выс. 2000 м над ур. м. Кедровый лес, на почве (выворотень), паразитирует на ***Baeomyces placophyllus*** Ach. 17.VII.2000. Собр. Давыдов Е.А. № 5740.

Арктоальпийский вид с голарктическим ареалом. Встречается в Европе, Азии (Арктика, плато Путорана), Северной Америке, Гренландии (Добрыш, 2003). В России, помимо арктических районов и плато Путорана, обнаружен на Становом нагорье (Лиштва, 2000) и в северо-восточных предгорьях хребта Восточный Саян (Воронюк, 2002), Южном и Северо-Восточном Прибайкалье (Урбанавичене, Урбанавичюс, 2001; Харпухаева и др., 2004).

Myelochroa aurulenta (Tuck.) Elix ex Hale (≡***Parmelia aurulenta*** Tuck., ≡***Parmelina aurulenta*** (Tuck.) Hale).

Исследованные образцы: Алтайский район, левый берег р. Катунь в 0.5 км к северо-востоку от с. Нижняя Устюба. 51°53' с. ш., 85°46' в. д., выс. 300–350 над ур. м. Смешанный лес (сосна, береза и др.), на замшелой скале. 3.X.2002. Собр. Давыдов Е.А. № 5704, Жихарева О.Н. (ALTB).

На территории России распространен на Дальнем Востоке (Приморский кр., Хабаровский кр., Амурская обл., Сахалинская обл. – о-ва Сахалин, Кунашир) (Чабаненко, 2002), в Сибири единичные находки известны в Прибайкалье (Макрый, 2002). Теплолюбивый неморальный вид с дизъюнктивным ареалом. Распространен в тропических и умеренных районах Азии (Иран, Китай, Япония, Монголия – Хангай), Африки, включая Мадагаскар, Северной Америки (Рассадина, 1971; Hale, 1976; Wei, 1991; Seaward et al., 2004). В пределах южной части ареала чаще растет на коре деревьев. Вид рекомендуется для охраны в Алтайском крае.

Phaeophyscia chloantha (Ach.) Moberg (≡***Physciella chloantha*** (Ach.) Essl.)

Исследованные образцы: Алтайский район, левый берег р. Катунь в 0.5 км к северо-востоку от с. Нижняя Устюба. 51°53' с. ш., 85°46' в. д., выс. 300–350 над ур. м. Опушка березово-соснового леса, на коре ***Sambucus sibirica***. 3.X.2002. Собр. Давыдов Е.А. № 5712, Жихарева О.Н. (ALTB).

В пределах ареала обитает на коре деревьев в разреженных лесах. В ближайшем местонахождении (Южное Прибайкалье) растет в долинных тополевниках. В России обнаружен на Кавказе, в Южном Прибайкалье (Урбанавичюс и др., 2003), на Дальнем Востоке (Приморский кр., о-ва Сахалин, Кунашир) (Moberg, 1995; Урбанавичюс и др., 2003). Дизъюнктивный ареал охватывает отдельные районы Центральной и Южной Европы, Азии (Китай – Шанси, Япония), Восточной Африки, Северной и Южной Америки (Moberg, 1995; Wei, 1991).

Виды новые для лихенобиоты Северо-Западного Алтая (Алтайский край)

Acarospora jeniseensis H. Magn.

Исследованные образцы: Краснощековский район, Тигирекский хр., окрестности пос. Тигирек, г. Чайная (ок. 725 м), 51°08' с. ш., 83°01' в. д., выс. 500–700 над у. м. (Тигирекский участок заповедника «Тигирекский»). Юго-восточный остепненный склон с кустарниками и выходами скал, на скале. 1.V.2003. Собр. Давыдов Е.А. № 5518.

Азиатский вид, распространенный в горах Восточной и Южной Сибири, Монголии, Китая (Внутренняя Монголия) (Голубкова, 1983; Седельникова, 1990, 2001). Указанныое местонахождение находится на западной границе ареала.

Caloplaca executa (Nyl.) Dalla Torre et Sarnth. (≡*Blastenia executa* (Nyl.) Serv.)

Исследованные образцы: Змеиногорский район, западная часть Тигирекского хребта в 5 км к югу от пос. Андреевский, территория Тигирекского заповедника (Белорецкий участок). 51°03' с. ш., 82°52' в. д., выс. 1258 м над ур. м. Субальпийский луг, на скале, 26.VI.2003. Собр. Давыдов Е.А. № 5510.

Распространен в Азиатской Арктике (Новая Земля, Аркт. Сибирь – Енисейский сектор), Европе, Азии (Монголия), Северной Америке (Кондратюк и др., 2004). Вид приводится для Западного и Восточного Саяна (Седельникова, 2001). Вероятно, этот же вид указан для Алтая (Седельникова, 1990) под названием *Blastenia diphyes* (Nyl.) Th. Fr. (*Caloplaca diphyes* (Nyl.) H. Olivier); эти близкие виды рассматриваются ею как синонимы в другой работе (Седельникова, 2001). А.Н. Окснер считал *Caloplaca diphyes* синонимом *C. executa*, однако он отличается типом обитания – паразитирует на *Lecanora polytropa* (Ehrh.) Rabenh. и имеет более узкую перегородку спор (Кондратюк и др., 2004).

Caloplaca lithophila H. Magn.

Исследованные образцы: Краснощековский район, Тигирекский хр., окрестности пос. Тигирек, территория Тигирекского заповедника, подножие г. Чайная, юго-восточный остепненный закустаренный склон, 51°08' с. ш. 83°01' в. д., выс. 500–700 м над ур. м. Выходы скал. 1.V.2003. Собр. Давыдов Е. А. № 5517.

Как отмечает Кондратюк с соавторами (2004), эпилитные формы, подобные *C. lithophila*, часто описывались как *C. vitellinula* (Nyl.) H. Olivier, хотя типовой образец этого вида был собран на коре ольхи. Возможно, под этим названием вид приведен для Алтая Н.В. Седельниковой (1990). Распространен в Азиатской Арктике (Новосибирские о-ва), Европе, Азии (Гималаи), Сев. Америке (Кондратюк, 2004).

Pyxine sorediata (Ach.) Mont. (=*P. endochrysoides* (Nyl.) Degel.)

Исследованные образцы: Алтайский район, левый берег р. Катунь в 0.5 км к северо-востоку от с. Нижняя Устюба. 51°53' с. ш., 85°46' в. д., выс. 300–350 м над ур. м. Смешанный лес (сосна, береза и др.), на замшелой скале. 3.X.2002. Собр. Давыдов Е.А. № 5702, Жихарева О.Н. (ALTB).

Вид имеет дизъюнктивный ареал, связанный с широколиственными и влажными горными хвойными лесами. Обитает в Южной Европе, Азии (Монголия, Китай, Япония), Восточной Африке, восточной части Северной и Центральной Америки. Внесен (как *P. endochrysoides* (Nyl.) Degel.) в Красные книги СССР (1984) и РСФСР (1988). В России вид известен для гор Южной Сибири (от Алтая до Прибайкалья) (Окснер, 1948; Седельникова, 1990; Будаева, Макрый, 2002) и Дальнего Востока (Приморский и Хабаровский кр.) (Чабаненко, 2002).

Lecidea auriculata Th. Fr.

Исследованные образцы: Змеиногорский район, Тигирекский хр., вершина г. Гладкая грива (1596 м) в 5 км к югу от п. Андреевский. 51°03.04' с. ш., 82°52.16' в. д., выс. 1434 м над ур. м. Субальпийский луг, останцы, на гранитных скалах. 26.VI.2003. Собр. Давыдов Е.А. № 5582 (M).

Вид имеет арктоальпийское распространение в Евразии и Северной Америке, *L. auriculata* subsp. *brachispora* известен также из Южного полушария (Венесуэла) (Андреев, 1998).

L. promiscens Nyl.

Исследованные образцы: Змеиногорский район, Тигирекский хр., верховья р. Баталиха, верхняя граница леса, скалы на вершине гребня, на гранитных скалах. 51°03.0' с. ш., 82°53.1' в. д., выс. 1525 м над ур. м. 10.VIII.2003. Собр. Давыдов Е.А. № 5581 (ALTB, дубль в M).

Широко распространенный, но редко встречаемый биполярный вид (Андреев, 1998).

Mycobilimbia carneoalbida (Müll. Arg.) comb. ined., Опр. лиш. 8 : 192 (≡*Patellaria carneoalbida* Müll. Arg., ≡*Biatora carneoalbida* (Müll. Arg.) Coppins, ≡*Bacidia carneoalbida* (Müll. Arg.) Coppins)

Исследованные образцы: Красногорский район, берег р. Иша в 5 км от с. Тайна, урочище Шадринское, [52°10' с. ш., 86°25' в. д.] 546 м над ур. м. Пихтач, основание ствола осины, поверх мха 23.VIII.1997. Собр. Стась Е.Ю. (ALTB № L-5170); Солонешенский район, Бащелакский хр., долина р. Шинок ниже водопада, 51°21.27' с. ш., 84°34.06' в. д., выс. 1035 м над ур. м. Смешанный лес (*Picea obovata, Abies sibirica, Betula pendula, Salix* ssp., *Sorbus sibirica, Populus tremula, Pinus sibirica*), на коре в основании ствола березы. 29.VI.2003. Собр. Давыдов Е.А. № 6002 (ALTB).

Вид распространен в Европе, Азии и Северной Америке, известен также из Южного полушария (Новая Зеландия) (Голубкова, 2003).

M. tetramera (De Not.) Vitik. et al.

Исследованные образцы: Змеиногорский район, западная часть Тигирекский хребта в 4 км к югу от п. Андреевский, левый бер. р. Малая Амелиха. 51°04.20' с. ш., 82°50.54' в. д., выс. 764 м над ур. м. Черневая тайга пихтово-осиновая, кора березы, на мхах. 26.VI.2003. Собр. Давыдов Е.А. № 5738 (ALTB).

Вид распространен в Европе, Азии и Северной Америке (Голубкова, 2003).

Stycta limbata (Sm.) Ach.

Исследованные образцы: Солонешенский район, Бащелакский хр. долина р. Шинок ниже водопада. 51°21.27' с. ш., 84°34.06' в. д., выс. 1035 м над ур. м. Смешанный лес (*Picea obovata, Abies sibirica, Betula pendula, Salix* spp., *Sorbus sibirica, Populus tremula, Pinus sibirica*), на коре ивы. 29.VI.2003. Собр. Давыдов Е.А. № 5524 (ALTB).

Редкий вид, внесен в Красные книги СССР и РСФСР. Единичные слоевища обнаружены на территории заказника «Каскад водопадов на реке Шинок», где в результате рекреационной нагрузки состояние лишайникового покрова ухудшилось (автор был на указанной территории в 1996, а затем в 2003 году). На территории Русского Алтая вид был указан Н.В. Седельниковой (1996) для двух местообитаний Турочакского района Республики Алтай, а также обнаружен мною в Катунском заповеднике. В России обитает в пределах Алтае-Саянской горной области и на Дальнем Востоке (Чабаненко, 2002). Мультирегиональный вид с дизъюнктивным распространением.

Toninia opuntioides (Vill.) Timdal

Исследованные образцы: Алтайский кр., Краснощековский район, Коргонский хр., 2–3 км восточнее с. Чинета, низкогорье. 51°20' с. ш., 83°06' в. д., выс. 300–500 м над ур. м. Закустаренные карбонатные скалы, на почве и мхах между скал. 25.V.1996. Собр. Давыдов Е.А. № 2275. Методом TLC (№ Da 02-107) выявляется наличие бледно-желтого вещества – “хемотип Y” (Timdal, 1991). Чарышский окр. с. Тулата, лев. бер. р. Вавилонка, южный склон, выходы известковых пород, почвенные наносы, на мхах. 10.V.1998. Собр. Стась Е.Ю. (ALTB № L-5169). “Хемотип Y” (TLC № Da 02-105). Республика Алтай: Онгудайский район, Айгулакский хр., левый берег р. Чуя, урочище «Белый Бом». 50°22' с. ш., 87°03' в. д., выс. 1300–1600 м над ур. м. Хвойный лес (*Pinus sibirica, Picea obovata, Larix sibirica, Betula pendula*), карбонатные скалы, среди мхов. 24.VII.1995. Собр. Давыдов Е.А. № 5753. Опр. Давыдов Е.А., Rev. Timdal E. “Хемотип Y” (TLC № Da 02-97).

Образцы *T. opuntioides* с яркими характерными для вида морфологическими признаками обнаружены только в Республике Алтай. Экземпляры из Алтайского края по морфологии близки к *T. sedifolia* (Scop.) Timdal, и сначала так и были идентифицированы. Однако, по мнению монографа рода Э. Тимдала, наличие бледно-желтого пигмента и отсутствие других лишайниковых веществ, выявляемых методом тонкослойной хроматографии – постоянный и надежный признак *T. opuntioides* (Timdal, 1991).

Umbilicaria lyngei Schol.

Исследованные образцы: Змеиногорский район, западная часть Тигирекского хр., вершина г. Гладкая грива (1596 м) в 5 км к югу от п. Андреевский. 51°02' с. ш., 82°51' в. д., 1400 м над ур. м. Субальпийский луг с низким кедром и пихтой, на валунах и скалах. 17.VI.2003. Собр. Давыдов Е.А. № 5617 (ALTB, дубль в M).

Арктоальпийский вид с голарктическим распространением.

U. torrefacta (Lightf.) Schrad.

Исследованные образцы: Чарышский район, Коргонский хр., левый берег р. Горелый Коргон, 8 км выше устья. 51°02' с. ш. 83°46' в. д., выс. 1400 м над ур. м. Южный склон, курумник. 27.VI.1998. Собр. Давыдов Е.А. № 5324 (ALTB). Змеиногорский район, Тигирекский хр., вершина г. Гладкая грива (1596 м) в 5 км к югу от п. Андреевский. 51°02' с. ш., 82°51' в. д., 1400 м над ур. м. Субальпийский луг с низким кедром и пихтой, на валунах и скалах. 17.VI.2003. Собр. Давыдов Е.А. № 5570 (ALTB).

Арктоальпийский вид с голарктическим распространением

Usnea longissima Ach.

Исследованные образцы: Змеиногорский район, Тигирекский хр., бассейн р. Белая, устье р. Иркутка (Белорецкий участок заповедника «Тигирекский»). 50°57'8" с. ш., 82°58'41" в. д., выс. 650 м над ур. м. Пихтовая тайга, ветви *Abies sibirica*. 12.III.2000. Голяков П.В. (ALTB № L-5182, дубль в гербарии заповедника «Тигирекский»)

Бореальный вид с циркумполярным распространением в Голарктике, обитает главным образом в старовозрастных влажных таежных лесах. По данным ряда авторов (Pišút, 1993; Thor, 1999), ареал сокращается, и во многих местообитаниях лишайник исчез. В России вид внесен в некоторые региональные Красные книги, рекомендуется для охраны в Алтайском крае.

Новые местонахождения редких видов

Acarospora fulva Golubk.

Исследованные образцы: Алтайский кр. Краснощековский район, Тигирекский хр., окрестности пос. Тигирек, г. Чайная (ок. 725 м). 51°08' с. ш., 83°01' в. д., 500–700 м над ур. м. Юго-восточный остепненный склон с кустарниками и выходами скал, на скалах.1.V.2003. Собр. Давыдов Е.А. № 5505 (ALTB, дубль в M). Локтевский район (предгорья Западного Алтая), в 3 км южнее от с. Самарка, берег р. Золотуха, мелкосопочник, на камнях. № L-5180, Стась Е.Ю. (ALTB).

Основной ареал этих видов связан с Центральноазиатской подобластью Ирано-Туранской флористической области. Территория Северо-Западного Алтая является периферической частью современного ареала *Acarospora fulva*, его северной границей. *A. fulva* описан из Монголии (Голубкова, 1988), обнаружен также на Алтае (Макрый, 1986; Седельникова, 1990; Давыдов, 2001), в Прибайкалье (Макрый, 1990), где обитает в степных ценозах на силикатных камнях или слоевищах других лишайников (Голубкова, 1988).

Arthonia didyma Körb.

Исследованные образцы: Алтайский кр., Змеиногорский район, Тигирекский хр., долина р. Баталиха в среднем течении. 51°01' с. ш., 82°50.7' в. д., выс. 690 м над ур. м. Черневая тайга на коре *Abies sibirica*. 9.VIII.2003. Собр. Давыдов Е.А. № 5538 (ALTB, дубль в M).

Бореальный вид с дизъюнктивным голарктическим распространением.

Punctelia subrudecta (Nyl.) Krog (≡*Parmelia subrudecta* Nyl.)

Исследованные образцы: Чарышский район, Коргонский хр. верховья р. Сентелек, правый берег, кедрово-березовый лес, на замшелой скале, 51°02' с. ш., 83°38' в. д., выс. 1200–1600 м над ур. м. 3.VII.1994. Собр. Давыдов Е.А. № 2138 (ALTB); там же, 16.VIII.1996. Собр. Давыдов Е.А. № 1942 (ALTB). Краснощековский район, Тигирекский хр., окрестности пос. Тигирек, г. Чайная (ок. 725 м), юго-восточный остепненный склон с кустарниками и выходами скал, на камне (непосредственно и поверх мхов), 51°08' с. ш., 83°01' в. д., выс. 500–700 м над у. м. 1.V.2003. Собр. Давыдов Е.А. № 5609 (ALTB, дубль в M)

Редкий неморальный вид с дизъюнктивным ареалом. В Алтайском крае найден на территории Чарышского района в верховьях р. Сентелек (Давыдов, 2001). В Республике Алтай известен из окрестностей пос. Эдиган Шебалинского района (Седельникова, 1990 : 158).

Вид имеет обширный дизъюнктивный ареал, охватывающий приокеанические и горные районы Европы, Азии, Восточной Африки, Северной и Южной Америки, о-в Тасмания, Новую Зеландию (Рассадина, 1971). В России найден в Ленинградской области (Заварзин и др., 1999), на Кавказе, Алтае (Седельникова, 1990; Давыдов, 2001), Западном Саяне (Седельникова, 2001), Южном Прибайкалье (Урбанавичене, Урбанавичюс, 1998) и на Дальнем Востоке – Приморский кр. (Чабаненко, 2002).

В трех известных на Алтае местообитаниях обитает непосредственно на каменистом субстрате или поверх мхов. В других частях ареала проявляет себя чаще как эпифит. Вероятно, третичный широколиственный реликт. Внесен в Красную книгу Республики Бурятия (2002), рекомендован для охраны в Алтайском крае (Давыдов, Скачко, 2002).

Ramalina vogulica Vain.

Исследованные образцы: Змеиногорский район, западная часть Тигирекского хр., левый берег р. Глухариха 0.5 км от устья. Долинный ивовый лес. На коре *Salix* sp., 51°00.1' с. ш., 82°45.7' в. д., выс. 560 м над ур. м. 12.VIII.2003. Собр. Давыдов Е.А. № 5610 (дубль в M).

Вид с азиатским типом ареала; описан Е. Вайнио (Vainio, 1928) с территории Западной Сибири (бассейн р. Конда). *Ramalina vogulica* встречается на Алтае (Седельникова, 1990; Давыдов, 2001), Салаирском кряже (Седельникова, 1993), Восточном Саяне (Седельникова, 1996) и на Дальнем Востоке (Чабаненко, 1986; Катенина, 2001) (рис.). Произрастает на ветвях хвойных (пихта, ель, лиственница) и лиственных (осина, черемуха, липа) деревьев. На территории Северо-Западного Алтая встречается редко, на коре пихты в черневой тайге и на коре ив в долинных ивняках.

Автор выражает искреннюю благодарность H. Hertel, C. Printzen, E. Timdal за помощь в определении ряда образцов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-39026).

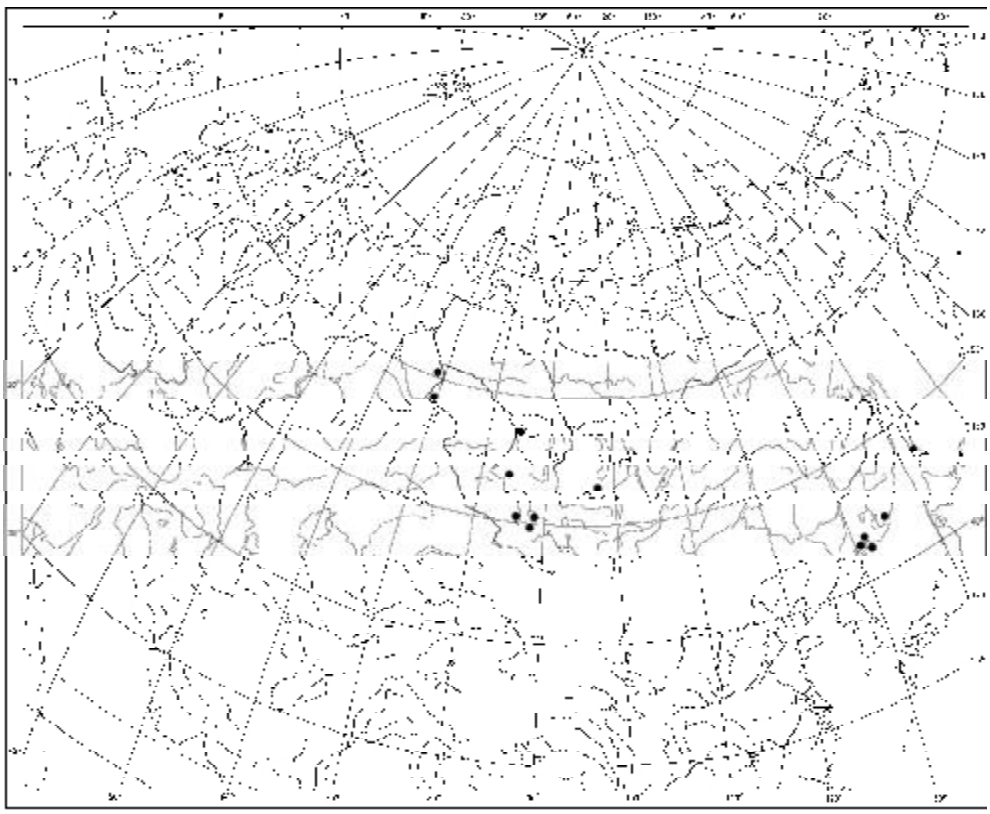

Рис. Распространение *Ramalina vogulica* Vain. на Земном шаре (ориг.)

ЛИТЕРАТУРА

Андреев М.П. Сем. Lecideaceae // Определитель лишайников России. Вып. 7. – СПб.: Наука, 1998. – С. 6–97.

Андреева Е.И. Лишайники. 1. Сфериальные (Sphaeriales) – Лецидиевые (Lecidiales) // Флора споровых растений Казахстана. – Алма-Ата, 1978. – Т. 11. – Кн. 1. – 263 с.

Андреева Е.И. Лишайники. 2. Лецидиевые (Lecidiales) – Леканоровые (Lecanorales). Флора споровых растений Казахстана. – Алма-Ата, 1983. – Т. 11. – Кн. 2. – 307 с.

Андреева Е.И. Лишайники. 3. Леканоровые (Lecanorales) – Фисциевые (Physciales). Флора споровых растений Казахстана. – Алма-Ата, 1987. – Т. 11. – Кн. 3. – 294 с.

Будаева С.Э., Макрый Т.В. Пиксине соредиозная – *Pyxine sorediata* (Ach.) Mont. // Красная книга Республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов. – 2-е изд., перераб. и доп. – Новосибирск, 2002. – С. 290.

Бязров Л.Г. Видовой состав лихенобиоты Монголии // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии // Материалы I международной научно-практической конференции. – Барнаул, 2002. – С. 6–31.

Воронюк С.Э. Лишайники Восточного Присаянья (Иркутская обл.). Дисс. … канд. биол. наук [рукопись]. – Иркутск, 2002. – 183 с.

Голубкова Н.С. Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики. – Л.: Наука, 1981. – 200 с.

Голубкова Н.С. Лишайники сем. Acarosporaceae Zahlbr. в СССР. – Л.: Наука, 1988. – 134 с.

Голубкова Н.С. Сем. Mycobilimbiaceae // Определитель лишайников России. Вып. 8. – СПб.: Наука, 2003. – С. 189–197.

Давыдов Е.А. Аннотированный список лишайников западной части Алтая (Россия) // Новости сист. низш. раст., 2001. – Т. 35. – С . 140–161.

Давыдов Е.А., Скачко Е.Ю. Виды лишайников, рекомендуемые для охраны в Алтайском крае // Особо охраняемые природные территории Алтайского края и сопредельных регионов, тактика сохранения видового разнообразия и генофонда / Сборник тезисов конференции. – Барнаул, 2002. – С. 20–21.

Добрыш А.А. Сем. Rhizocarpaceae // Определитель лишайников России. Вып. 8. – СПб.: Наука, 2003. – С. 198–238.

Заварзин А.А., Катенина, О.А., Котлов Ю.В., Соколова С.В. Лишайники Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Биоразнообразие Ленинградской области / Тр. СПб. об-ва естествоиспытателей, 1999. – Сер. 6. – Т. 2. – С. 205–260.

Катенина О.А. О географическом распространении некоторых видов рамалин по территории России // Вторая Российская лихенологическая школа и Международный симпозиум «Лишайники аридных зон». – Волгоград, 2001. – С. 24.

Кондратюк С.Я. Род *Xanthoanaptychia* // Определитель лишайников России. Вып. 9. – СПб.: Наука, 2004. – С. 288–300.

Кондратюк С.Я., Ходосовцев А.Е., Окснер А.Н. Род *Caloplaca* // Определитель лишайников России. Вып. 9. – СПб.: Наука, 2004. – С. 38–235.

Королюк А.Ю., Пристяжнюк С.А., Платонова С.К. Сообщества пустынного типа на юго-востоке Западной Сибири // Бот. журн., 2000. – Т. 85, № 2. – С. 97–105.

Красная книга Республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов. – 2-е изд., перераб. и доп. – Новосибирск, 2002. – С. 290.

Красная книга РСФСР. Лишайники. – М.: Росагропромиздат, 1988. – С. 511–538.

Красная книга СССР. Лишайники. – М.: Лесная промышленность, 1984. – С. 425–446.

Лиштва А.В. Конспект лихенофлоры // *Петров А.Н., Лиштва А.В.* Лишайники и макромицеты Витимского заповедника (Конспект флоры). – Иркутск, 2000. – С. 8–62.

Макрый Т.В. Материалы к флоре лишайников Горного Алтая // Новое в флоре Сибири. – Новосибирск: Наука, 1986. – С. 52–76.

Макрый Т.В. Лишайники // Уникальные объекты живой природы бассейна Байкала. – Новосибирск: Наука, 1990. – С. 34–49.

Макрый Т.В. Мезофильные реликты в лихенофлоре Прибайкалья // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии / Материалы первой международной научно-практической конференции. – Барнаул, 2002. – С. 45–55.

Малолетко А.М. Структура Алтайской горной системы и номинация её частей // География и природопользование Сибири. – Барнаул, 1999. – Вып. 3. – С. 23–45.

Окснер А.М. Маловіомій нові для СРСР лишайники // Бот. журн. АН УСРС, 1948. – Т. 5, № 2. – С. 92–99.

Рассадина К.А. Сем. Parmeliaceae // Определитель лишайников СССР. Вып. 1. – Л.: Наука, 1971. – С. 282–386.

Седельникова Н.В. Лихенофлора нагорья Сангилен. – Новосибирск: Наука, 1985. – 180 с.

Седельникова Н.В. Лишайники Салаира // Флора Салаирского кряжа. – Новосибирск: ЦСБС, 1993. – С. 32–78.

Седельникова Н.В. Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. – Новосибирск: Наука, 1990. – 175 с.

Седельникова Н.В. Лишайники Западного и Восточного Саяна. – Новосибирск: изд-во СО РАН, 2001. – 190 с.

Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. Лишайники Байкальского заповедника // Флора и фауна заповедников. – М., 1998. – Вып. 68. – 53 с.

Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. Дополнения к флоре лишайников Байкальского заповедника. II. // Новости сист. низш. раст., 2001. – Т. 35. – С. 205–208.

Урбанавичюс Г.П., Урбанавичене И.Н., Отнюкова Т.Н. Род *Phaeophyscia* в лихенофлоре Южной Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: материалы II международной научно-практической конференции. – Барнаул: «АзБука», 2003. – С. 95–97.

Харпухаева Т., Журбенко М.П., Урбанавичюс Г.П. Лишайники Джергинского заповедника // *Урбанавичюс Г.П., Урбанавичене И.Н.* Лишайники заповедников России / Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Вып. 3. Лишайники и мохообразные. – М., 2004. – С. 5–215.

Чабаненко С.И. К лихенофлоре острова Путятина // Флора и систематика споровых раст. Дальнего Востока. – Владивосток, 1986. – С. 151–155.

Чабаненко С.И. Конспект флоры лишайников юга российского Дальнего Востока. – Владивосток: «Дальнаука», 2002. – 232 с.

Abbas A., Mijit H., Tumur A., Jinong W. A checklist of the lichens of Xinjiang, China // Harvard press in botany, 2001. – Vol. 5, № 2. – P. 359–370.

Fryday A.M. A new species of *Fuscopannaria* with a green protobiont, and other taxonomic innovations and new records of lichenized-fungi from Alaska // The Bryologist, 2004. – Vol. 107, № 2. – P. 173–179.

Hafellner J. Bemerkenswerte Flechtenfunde in Österreich // Fritschiana, 2001. – Vol. 28. – S. 1–30.

Hale M. E. A monograph of the lichen genus *Parmelina* Hale (Parmeliaceae) // Smithsonian contributions to botany, 1976. – № 33. – 60 p.

Hertel H. Ein vorlaufiger Bestimmungschlussel für die kryptothallinen, schwartzfruchtigen, saxicolen Arten der Sammelgattung *Lecidea* (Lichenes) in der Holarktis // Decheniana, 1975a. – Bd. 127. – S. 37–78.

Hertel H. Über einige gesteinsbewohnende Krustenflechten aus der Umgebund von Finse (Norwegen, Hordaland) // Mitteil. Bot. Staatssammlung München, 1975b. – Bd. 12. – S. 113–151.

Hertel H. Gesteinsbewohnende Arten der Sammelgattung Lecidea (Lichenes) aus Zentral-, Ost-, und Südasien. Mit 55 Abbildungen // Hhumbu Himal, 1977. – Bd. 6, № 3 (Botanik). – S. 145–378.

Magnusson A.H. New or interesting swedish lichens XIII // Botaniska Notiser, 1948. – P. 401–412.

Moberg R. The lichen genus *Phaeophyscia* in China and Russian Far East // Nord. Journ. Bot., 1995. – Vol. 15, № 3. – P. 319–335.

Pišút I. List of extinct, missing and threatened lichens in Slovakia – the second draft // Biologia (Bratislava), 1993. – Vol. 48. – P. 19–26.

Printzen C. Die Flechtengattung Biatora in Europa // Bibliotheca lichenologica. – Band 60. – Berlin-Stuttgart, 1995. – 275 pp.

Seaward M.R.D., H.J.M. Sipman, M. Schultz, A.A. Maassoumi, M. Haji moniri Anbaran, M. Sohrabi. A preliminary Lichen checklist for Iran // Willdenowia, 2004. – Vol. 4. – P. 543–576.

Timdal E. A monograph of the genus *Toninia* (Lecideaceae, Ascomycetes) // Opera Bot. 1991. – Vol. 110. – 137 p.

Vainio E.A. Enumeratio Lichenum in viciniis fluminis Konda (circ. 60° lat. bor.) in Sibiria occidentali crescentium, 1928. – 122 p.

Wei J.C. An Enumeration of Lichens in China. – Beijing: IAP, 1991. – 278 p.

SUMMARY

New records of lichens are discussed. *Xanthoanaptychia villosa* (Ach.) S. Kondr. et Kärnefelt subsp. *brevior* (Nyl.) S. Kondr. et Kärnefelt is new for Russia, *Lecidea haerjedalica* H. Magn. – new for Kazakhstan, *Caloplaca grimmiae* (Nyl.) H. Olivier – new for Asian part of Russia. *Biatora chrysantha* (Zahlbr.) Printzen, *Epilichen scabrosus* (Scherb.) Hafellner, *Myelochroa aurulenta* (Tuck.) Elix ex Hale, *Phaeophyscia chloantha* (Ach.) Moberg are new for West Siberia. *Acarospora jeniseensis* H. Magn., *Caloplaca executa* (Nyl.) Dalla Torre et Sarnth. *Caloplaca lithophila* H. Magn., *Lecidea auriculata* Th. Fr., *L. promiscens* Nyl., *Mycobilimbia carneoalbida* (Müll. Arg.) comb. ined., *M. tetramera* (De Not.) Vitik. et al., *Pyxine sorediata* (Ach.) Mont., *Stycta limbata* (Sm.) Ach., *Toninia opuntioides* (Vill.) Timdal, *Umbilicaria lyngei* Schol., *U. torrefacta* (Lightf.) Schrad., *Usnea longissima* Ach., are new for North-West Altai botanic-geographic subprovince (new for Altaisky krai). New localities of following rare species are given: *Acarospora fulva* Golubk, *Arthonia didyma* Körb., *Punctelia subrudecta* (Nyl.) Krog, *Ramalina vogulica* Vain. *Xanthoanaptychia villosa* (Ach.) S. Kondr. et Kärnefelt subsp. *lacunosa* (Rupr.) S. Kondr. et Kärnefelt – new record for the plain part of Altaisky krai. Label data as well as distribution in the world are given for every species.

Алтайский государственный университет
г. Барнаул

Получено 20.10.2004 г.

УДК 581.47 : 58.001

А.Б. Доуэльд **A. Doweld**

О КЛАССИФИКАЦИЯХ ТИПОВ РАСКРЫВАНИЯ ПЛОДОВ ЦВЕТКОВЫХ

ON THE CLASSIFICATIONS OF THE TYPES OF FRUIT DEHISCENCE IN ANGIOSPERMS

Становление современных классификаций и представлений о раскрывании плодов в целом прошло в два этапа. Первый период (от начала ботаники до первой половины XIX столетия) характеризуется искусственными классификациями типов раскрывания плодов (Linné, 1751; Gaertner, 1788; Richard, 1808–1819; Bischoff, 1833), основывавшихся на представлении о раскрывающихся плодах как вместилищах семян (conceptaculi seminum), сложенных створками (трактовавшимися в то время как наружные стенки плода). «Створковую» морфологию раскрывания плодов сменили естественные системы, первая из которых была создана Th. Lestiboudois в 1853–1855 гг. Эти классификации (Germain de Saint-Pierre, 1869; Duchartre, 1877; Gray, 1880; Beauvisage, 1889; Baumann-Bodenheim, 1954 и др.), представляющие собой уже новый этап развития представлений о раскрывании плодов, основывались на строении сосудистого скелета плодолистиков, составляющих плод. Наиболее детально разработанной естественной классификацией типов раскрывания плодов является система Н.Н. Кадена, созданная в 1962–1964 гг. Проведенные H. Winkler (1936–1941) и его последователем K. Stopp (1950) детальные исследования природы раскрывания плодов выявили морфогенетические связи между некоторыми типами раскрывания, что позволило их реклассифицировать. Появление морфогенетического подхода к объяснению разнообразия типов раскрывания плодов указывает на необходимость создания целостной, принципиально новой их морфогенетической классификации. Морфогенетические исследования раскрывания плодов демонстрируют их большую значимость как довольно ценного признака в современной систематике цветковых. Однообразность плана раскрывания плодов, проявляющаяся как у апокарпиев, так и у нижних ценокарпиев, является одним из ключей к проблеме происхождения самого плодолистика.

Раскрывание плодов[1] (dehiscentia fructuum) – это процесс высвобождения заключенных в них семян путем разъединения отдельных частей, составляющих плоды, что обусловлено строением их сосудистого скелета и гистологической дифференцировкой околоплодника. Этот жизненно важный для растения процесс, известный еще с давних времен, привлек внимание и стал изучаться с научной точки зрения лишь в средние века. A. Cesalpino (1583) и J. Sperling (1661, 1668) были первыми морфологами, описавшими разные виды раскрывания плодов. Их понимание раскрывания как явления, присущего зрелым плодам, было тесно связано с представлениями о природе плода и составляющих его частей, вос-

[1] Русский термин *раскрывание плодов* нами вновь восстановлен в русской карпологической литературе (Доуэльд, 2004) взамен отвергаемого *вскрывание плодов* (Каден, 1962; Левина, 1987) из-за коренных различий лексического значения слова *вскрывание* и современной дефиниции понятия *раскрывание плодов*.

ходившими еще ко временам C. Gesner (Kyber, 1553). В то время плод рассматривался лишь как conceptaculum seminum [вместилище семян], и его раскрывание связывалось прежде всего с наличием створок (valvula), определявшихся как «стенки, покрывающие плод снаружи» (Линней, 1989 : 56). Нераскрывающиеся костянка, яблоко и ягода [орех трактовался как разновидность семени] описывались как плоды без створок (Linné, 1751; Линней, 1989). Часть плодов рассматривалась вообще как голосемянные, т.е. лишенные околоплодника (Hermann, 1690). Излишним, на наш взгляд, будет охарактеризовать такой взгляд на природу плода и его раскрывание как довольно противоречивый и даже ошибочный в свете современных наших знаний, который, к тому же, создавал довольно неестественную основу для классификаций типов раскрывания плодов, оказавшихся по сути искусственными.

Идеи метаморфоза органов растений J. von Goethe (1790), воплотившиеся в листовой теории происхождения и природы составляющих плод частей (плодолистиков) (De Candolle, 1813, 1827), сформировали совершенно иной базис для создания классификаций типов раскрывания плодов, которые вследствие этого приобрели характер естественных, т.е уже основывались не на створках, а на строго детерминированном строении сосудистого скелета завязи. Однако основная терминология и понятийный аппарат были созданы в эпоху «створковой» морфологии раскрывания плодов (Richard, 1808), и это наложило свой своеобразный отпечаток и на современные описания раскрывания плодов (Roth, 1977; Фёдоров, Артюшенко, 1986; Spjut, 1994). В современной карпологии отсутствие теории, объясняющей как происхождение раскрывания плодов, так и их эволюцию, привело к нивелированию значимости раскрывания плодов как таксономического признака. Вместе с тем, ряд исследователей (Clos, 1873; Зажурило, 1935, 1936, 1939; Winkler, 1936, 1939, 1940, 1941; Stopp, 1950; Fahn, Zohary, 1955) довольно убедительно показали на примере морфогенетического и анатомического анализа раскрывания плодов большую систематическую ценность этого признака в филогенетических реконструкциях. Это обстоятельство указывает на необходимость проанализировать становление уже современных представлений о раскрывании плодов с целью выявления заблуждений и ошибочных интерпретаций, устранение которых будет способствовать созданию как новой целостной теории происхождения и эволюции способов раскрывания плодов, так и переоценке значения признака раскрывания плода в современной систематике цветковых.

Искусственные классификации типов раскрывания плодов.

К концу XVII столетия благодаря трудам A. Cesalpino (1583), первого карполога J. Sperling (1661, 1668) и морфолога-реформатора J. Jung (1678), типология раскрывания уже практически сложилась: в систематических работах можно было наиболее часто встретить разные типы раскрывания плодов – у верхушки, в основании, по бокам, щелями, порами или поперечно-кольцевым способом. Примечательно, что к этому же времени стал ясен в общих чертах и сам механизм раскрывания плодов, который описал еще N. Grew (1682 : 4.191, § 4): «For the better drying of the Seed, and the disbursing or sowing of it in due time, the opening

of the Case is, in the same manner, also contrived: either at the Top, as in Popy [*Papaver somniferum* L.]; or on the Sides, as in Tulip [*Tulipa* L.], Pimpernel [*Anagallis* L.]; or at the Bottom, as in Codded Arsmart. All which openings are effected by the running of the Aer-Vessels along those places: for by drying the Parenchyma next adjacent, they cause it to chop and cleave afunder». Однако этим прогресс знаний в этой области морфологии растений и ограничился, и вплоть до времен J. Gaertner (1788) и L.-C. Richard (1808) никаких новых исследований, а следовательно, и новых типов раскрывания, и общих понятий так и не появилось. На этом фоне довольно необычным было появление (Kamel, 1704) целой классификации растений, основанной на количестве возникающих щелей в околоплоднике при его раскрывании, и состоявшая поэтому из семи сборных групп: Afora (нераскрывающиеся, без отверстий), Unifora (одна щель), Bifora (2), Trifora (3), Tetrafora (4), Pentafora (5), Hexafora (6). Эта искусственная система, предложенная миссионером-иезуитом G. Kamel и опубликованная J. Ray в качестве приложения к собственной классификации (Ray, 1686–1704), не оказала никакого влияния как на последующие искусственные системы, так и на собственно морфологию растений. Раскрывание плодов, послужившее ведущим признаком в классификации цветковых, практически ушло навсегда из числа значимых признаков в таксономии растений. Лишь намного позднее F. Kirschleger (1846) и D. Clos (1873) безуспешно попытаются восстановить важность этого признака в систематике покрытосеменных.

C. Linné (1751) рассматривал раскрывание плодов (dehiscentia fructuum) как один из второстепенных признаков (characteres) строения околоплодника для систематики растений. На первое место им были выдвинуты число (a), вид (b) и (g) включение [семян], а также положение (d) самого околоплодника. Такая позиция C. Linné и предопределила фактически схематичный абрис самого феномена в его «Philosophia botanica». Среди всех известных типов раскрывания плодов он отметил в своей классификации только такие как раскрывание «на верхушке четырьмя зубцами» (*Dianthus* L.), а также пятью (*Alsine* L.) и десятью (*Cerastium* L.), «в основании» в трех (*Triglochin* L., *Campanula* L.) и пяти «местах» (*Ledum* L.), «продольно по углам» (*Oxalis* L., *Orchis* L.), «порой» (*Campanula*) и «горизонтально» *(Anagallis, Plantago* L. и др.). В отдельный тип раскрывания им были выделены разламывающиеся на односемянные членики плоды *Hypecoum* L., *Hedysarum* L., *Ornithopus* L., *Scorpiurus* L. и *Raphanus* L. (Линней, 1989 : 69–70).

J. Gaertner (1788) также не придавал важного значения dehiscentia fructuum как для карпологической характеристики цветковых, так и для их систематики. Тем не менее, в каждое описание таксона характеристика раскрывания его плода (если таковое происходило) включалась. Представления J. Gaertner (1788) о раскрывании плодов были довольно схематичными. Все плоды делились на раскрывающиеся створками (valvati) и раскрывающиеся иначе (evalves). Такое простое деление было обусловлено доминировавшими в то время представлениями о том, что створка плода – это его «стенка, покрывающая плод снаружи» (Линней, 1989 : 56), восходящие еще к A. Cesalpino (1583) и J. Sperling (1661,

1668). Поэтому было совершенно логичным утверждать, что если плод раскрывается, т.е. нарушается целостность его наружных стенок и высвобождаются семена, то таким образом он и, собственно, «раскрывается створками». Такая «створковая морфология», оформившаяся окончательно в трудах J. Gaertner (1788), продержалась в карпологии довольно долго и была вытеснена «фолиарной» морфологией благодаря появлению теории плодолистика как метаморфизированного листа (De Candolle, 1813, 1827).

Среди продольных форм раскрывания плодов были выделены полные (completa) и неполные (incompleta), последние состояли из типов, неполностью раскрывающихся створками (semivalvati : *Argemone* L. (Papaveraceae)) и зубчиками (dentibus : *Androsace* L., *Primula* L. и т.п.). Поперечно раскрывающийся тип (circumscissus) представлялся J. Gaertner отдельным типом, но описывался терминами «створковой морфологии»: «in duas valvulas petulas horizontaliter dehiscunt» (Gaertner, 1788 : LXXXI). К отдельному типу был отнесен способ раскрывания порой. К члениковым формам (articulatis) он вслед за C. Linné отнес плоды *Hedysarum*, *Hypecoum*, *Coronilla* L. и др. Гнездо [ценокарпного] плода по J. Gaertner могло раскрываться двояко: интрорзно (introrsum dehiscere), т.е. по брюшному шву плодолистика (*Delphinium* L., *Helleborum* Adans.), или экстрорзно (extrorsum d.), т.е. по дорсальной (становой) жилке (*Oxalis* L., *Pyrola* L., *Hibiscus* L.). Этими несложными понятиями «створковой морфологии» практически исчерпывалась вся описательная морфология раскрывания плодов.

Ощутимый прогресс в понимании феномена раскрывания плодов принесли с собой исследования L.-C. Richard (1808, 1811, 1819). Он впервые создал собственную терминологию для описания раскрывания плодов, введя в научный язык такие термины как déhiscence septifrage, septicide, circumscissile, semicirconscission (неполное кольцевое у *Jeffersonia* Bart.), sutural (или leguminaire: особый тип раскрывания бобов) и valvular déhiscence, которые сохранились и в современной терминологии. Отдавая дань традиции доминировавшей в то время «створковой морфологии», в последнем типе раскрывания плодов объединялись loculicide, septicide и septifrage типы. L.-C. Richard (1808) впервые отнес к особым формам процесса высвобождения семян из плода его продольное разделение на части (partibilité) и поперечное его разламывание на членики (solubilité). Примечательно, что оба эти генетически разнородные явления никогда им не объединялись в один тип, как это было ошибочно сделано позднее G. Beck von Mannagetta (1913). Особые типы раскрывания плодов составляли разрушающиеся (ruptures) плоды, большей частью от внешнего механического воздействия, и раскрывающиеся щелью (orifices) у верхушки (но не зубчиками) и/или по бокам. Несомненно, что эти группы были весьма разнородными и сборными.

Более подробная, но довольно сложная классификация типов раскрывания плодов была создана позднее G. Bischoff (1833). Все известные типы (опять-таки в рамках «створковой морфологии») были им распределены между тремя главными (dehiscentia valvaris, d. transversalis, d. porosa), имевшими довольно четкую иерархию типов раскрывания. G. Bischoff за два десятка лет до появления

эволюционной теории впервые довольно последовательно провел разграничение между типами раскрывания, начинающимися от основания (эволюционно более продвинутый тип) и от верхушки плода. Полное раскрывание створками (d. valvaris), по его мнению, состояло из двух типов: от верхушки плода (ab apice: *Oenothera L.*, *Syringa* L., *Fritillaria* L.) и от основания (a basi: Cruciferae Juss., *Talinum* L., *Chelidonium* L.). Неполное раскрывание створками (incompleta) делилось на три типа: полустворками (semivalvaris: *Argemone*), зубчиками (dentalis, seu dentibus), от верхушки (*Lychnis* L., *Silene* L.) или от основания (*Ledum*) и щелями (fissuralis, seu rimalis), состоявшее из четырех разновидностей (extrorsa: *Oxalis*, introrsa: *Sedum* L., lateralis и apicalis: *Staphylea* L.). К этой группе типов раскрывания примыкали также известные типы d. septicida (*Aristolochia* L., *Digitalis* L., *Rhododendron* L.), d. loculicida (*Syringa*, *Oenothera*, *Fritillaria*) и d. septifraga (*Cobaea scandens* L., *Calluna* L., *Erica* L., *Elatine* L.), которое делилось, в свою очередь, на осевую (axilis), колонковую (columnaris) и постеночную (parietalis). К особой разновидности раскрывания (dehiscentia carpellaris, seu in cocca[2]) были отнесены своеобразно раскрывающиеся плоды по числу их составляющих плодолистиков (fructus di-, tricocci): от верхушки (*Mercurialis* L.), от основания (*Geranium* L., *Cephalanthus* L.) и 'per totam longitudinem simul et elastice' (Euphorbiaceae Juss.). К поперечному типу раскрывания (d. transversalis) G. Bischoff отнес как раскрывающиеся формы (circumscissa, regularis и irregularis [*Trientalis* L.]), так и разламывающиеся членистые формы (articularis: *Hypecoum*, *Coronilla*, *Ornithopus* и *Hedysarum*), подчеркивая тем самым их генетическую общность. Раскрывание плодов порами (d. porosa) делилось на три формы: от верхушки (apicalis), боковое (lateralis: *Campanula rapunculus* L. (!), *Phyteuma* L.) и от основания (*Campanula medium* L., *C. trachelium* L.). Несмотря на довольно прогрессивное разделение типов раскрывания на типы от верхушки и от основания плода, классификация G. Bischoff была чрезмерно перегружена, границы ряда сложных, комбинированных типов не были четко очерчены. Его классификация оставалась по сути искусственной, поскольку так и не основывалась на строении самого плодолистика, а была создана в рамках «створковой морфологии».

Естественные классификации типов раскрывания плодов.

Появление естественных систем типов раскрывания плодов стало возможным только после выдвижения новой листовой теории происхождения и природы плодолистика как структурного составляющего всякого плода (De Candolle, 1813, 1827). Такое понимание природы гинецея цветковых сменило господствовавшую до этого доктрину «carpella – cocca clausa» (Bischoff, 1833), чем и содействовало переходу от искусственных классификаций типов раскрывания плодов, бывших исключительно внешне описательными, к естественным системам, основывавшимся уже на строении гинецея и сосудистого скелета составляющих его плодолистиков.

[2] Carpella = cocca clausa – Bischoff, 1833 : 437.

Первая естественная классификация типов раскрывания плодов принадлежала Th. Lestiboudois, отказавшемуся от традиционной «створковой морфологии». Основываясь на оригинальной фолиарной концепции плодолистика (Lestiboudois, 1853, 1854a, b, 1855), он создал новую систему и соответствующий ей терминологический аппарат, разграничив аналогичные и гомологичные процессы, сопровождающие раскрывание плодов. Так, он провел границу, вслед за L.-C. Richard (1808), между собственно раскрыванием плода (déhiscence) и его разделением (partition), рассматривая déhiscence как «division des parties de chaque carpelle», а partition – как «séparation des carpelles». Разделение плодов (partition) включало в себя два вида: межплодолистиковое (intercarpellaire – «elle sépares les carpelles les uns des autres») и собственно плодолистиковое (carpellaire – «elle sépare les parties d'un même carpelle»). Межплодолистиковое разделение также состояло из двух типов: септицидного и аксицидного (axicide), определявшегося как разделение колонки плода («elle divise l'axe lui-même»). Среди плодолистиковых форм разделения плодов были упомянуты две основные формы: аксифрагильная (axifrage) и нервифрагильная (nervifrage). Аксифрагильное разделение описывалось как явление отделения от собственно плодолистика его центральных проводящих тяжей в своеобразную колонку, как у некоторых представителей семейства Apiaceae, в то время как нервифрагильное – как «la séparation de la nervure médiane des carpelles», которое отмечается у бобов *Astragalus glycyphyllos* L. и некоторых листовок *Magnolia* L. Аксифрагия и нервифрагия представляли собой формы продольного разделения плодолистика, в отличие от членикового (lomentàcé), осуществляющегося путем поперечного разламывания плодолистика на членики.

Среди типов раскрывания плодов Th. Lestiboudois различал формы продольные и поперечные. Среди последних были выделены поперечно-кольцевое (circumscissile) [которые, он к тому же, рассматривал, вслед за G. Bischoff (1833), как аналог partition lomentacé], неправильные (irrégulière) и щелевые (foraminaire). По аналогии с разделением плодов (partition), Th. Lestiboudois попытался разграничить продольные типы раскрывания на плодолистиковые (carpellaire) и межплодолистиковые (intercarpellaire). Межплодолистиковое раскрывание отмечалось у лизикарпиев (по терминологии Th. Lestiboudois – fruits chorisaxiles), у которых в действительности раскрывание плода происходило путем разделения плодолистиков друг от друга; то же отмечалось и у паракарпиев (= fruits anaxiles). Th. Lestiboudois также отметил, что у синкарпиев (= fruits synaxiles) раскрывание плодов представляет собой комбинацию разделения (partitition) и одного из способов собственно раскрывания плода (un mode spécial de déhiscence).

Th. Lestiboudois отмечает наиболее часто встречающееся створковое (valvaire), продольно-щелевое (fissuraire) и зубчиковое (denticide) раскрывание. Среди продольных типов раскрывания он выделяет лишь пять: мерицидное (méricide) – по срединной жилке плодолистика, латерицидное (latéricide) – по бокам плодолистика, маргиницидное (marginicide) – по местам срастания плодолистиков в

ценокарпном гинецее[3], плацентицидное (placenticide) – плацентоотделяющее раскрывание (*Androsaemum* Duham. = *Hypericum* L.) и сутурицидное (suturicide) – собственно по брюшному шву плодолистика. Разграничение явлений раскрывания и разделения плодов, подробная номенклатура типов их раскрывания и удобная терминология позволили в целом Th. Lestiboudois создать довольно прогрессивную и логичную для своего времени классификацию типов раскрывания плодов. Однако по инерции многие исследователи (Clos, 1873; Brousse, 1880) продолжали пользоваться более простой, хотя и устаревшей системой L.-C. Richard (1808–1819). И лишь очень немногие (Germain de Saint-Pierre, 1869; Duchartre, 1877; Gray, 1880; Lozet, 1901) пытались внести дополнения и изменения в классификацию типов раскрывания, но их попытки по сути лишь умножили количество типов и терминов (valvicide [Lozet], apicilaire déhiscence [Duchartre], désagrégation septicid [Germain de Saint-Pierre]), но практически ничего не изменили в сложившейся системе.

Довольно радикальную попытку реформировать классификацию типов раскрывания и, следовательно, внести изменения и в типологию плодов предпринял G. Beauvisage (1889). Он строго основывался на строении сосудистого скелета плодов. Значительно упростив систему Th. Lestiboudois (1853–1855) за счет отказа от раздельного понимания раскрывания и разделения плодов, а также от их деления на межплодолистиковые и плодолистиковые типы, в своей классификации он использовал только такие понятия как déhiscence ventrale, dorsale, intérmediaire, placenticide, columellaire (= septifrage), loculicide, loculicide-placenticide (комбинация брюшного раскрывания и по становой жилке у синкарпиев), loculicide-septifrage, carpellicide (раскрывание по становой жилке у паракарпиев), placentifuge (= placenticide sensu Lestiboudois) (промежуточное [боковое] раскрывание около плацент паракарпиев, отделяющее их от остальной части пластинки плодолистика), transversale, poricide, pariétifrage (неправильное раскрывание промежуточными щелями, отделяющее плаценты). В итоге G. Beauvisage создал фактически обновленный и упрощенный вариант системы Th. Lestiboudois, привнеся в нее ряд классических терминов (к примеру, d. loculicida – Th. Lestiboudois (1853–1855) и E. Germain de Saint-Pierre (1869) не использовали этот термин вовсе, заменив его на méricide, или dorsicide, соответственно). Однако и эта система так и не стала общепринятой.

Строгое следование строению сосудистого скелета плода для точного определения и интерпретации типа раскрывания плода, которого наиболее последовательно придерживался G. Beauvisage (1889), заставило его последователей искать объяснение в строении сосудистого скелета плодов и для целого ряда аберрантных форм плодов (= capsules anormales Beauv.), раскрывающихся «неправильно» и не вдоль оси плода. H. Winkler (1936, 1939, 1940, 1941) и G. Juhnke и H. Winkler (1938) значительно обновили установившиеся к тому времени представ-

[3] Более общий термин, объединяющий собственно септицидное раскрывание синкарпиев и дизъюнктивное (по Н.Н. Кадену, 1962) лизикарпиев и паракарпиев.

ления о раскрывании плодов. В созданной H. Winkler (1939) оригинальной классификации плодов явлению их раскрывания отводилась довольно важная роль для разграничения ряда типов плодов. Так, среди раскрывающихся/распадающихся плодов им были выделены семь основных типов (Winkler, 1941 : 15): дробные (Spaltfrüchte) и септицидные (scheidewandbrüchige) плоды, дырчатые (Lochkapseln), поровые (Porenkapseln) и оконцевые (Fensterkapseln) коробочки, стручки и листовки. Однако наиболее значительным вкладом H. Winkler в понимание раскрывания плодов как явления была сделанная им переоценка представлений о существе процессов, сопровождающих этот феномен. В частности, раскрывание плода путем дизъюнкции перегородок синкарпного плода без центральной колонки (Wandtrennigkeit – «перегородкоразделение») было совершенно отделено от раскрывания путем поперечного разламывания (преломления) перегородок в плоде, оставлявшего центральную колонку (Wandreißigkeit — «перегородкоразрывание»), и оба вида были разнесены в совершенно самостоятельные морфогенетические типы раскрывания плодов. Ранее они смешивались друг с другом, обозначаясь при этом одним термином – Wandspaltigkeit («стенкорастрескивание»), что, по мнению H. Winkler, отражало довольно поверхностный «анатомо-экологический» подход к анализу феномена раскрывания, чем строго «филогенетический». Вслед за V. Grégoire (1924), H. Winkler (1941) считал необходимым среди всех морфогенетических модусов раскрывания плодов особо выделить раскрывание по брюшному шву, у которого, по его мнению, нет морфогенетических гомологов среди остальных способов раскрывания, поскольку смыкания краев плодолистика, по которым проходит раскрывание, больше не наблюдается в других частях апокарпия. О существовании примитивных вентридорсицидных листовках ряда представителей семейства Magnoliaceae Juss. не упоминалось вовсе. Таким образом, учитывая аналогию в разделении с «перегородкоразделением» (Wandtrennigkeit), явление вентрицидии получило новое наименование – «брюхоразделение» (Bauchtrennigkeit). Локулицидное раскрывание (Fachspaltigkeit – «гнездорастрескивание»), также несущее на себе отпечаток «анатомо-экологического» взгляда на раскрывание плодов, было заменено более конкретным, «phylogenetisch» понятием – «станорастрескиванием» (Rückenspaltigkeit). При этом, на удивление, H. Winkler даже не упомянул о существующих явных гомологиях между дорсицидным способом раскрывания листовок и «станорастрескиванием» синкарпных плодов. К безусловным достоинствам его морфогенетических исследований раскрывания плодов и их распадения следует отнести выяснение природы распадения «дробных» плодов Boraginaceae Juss., Lamiaceae Lindl. и Ochnaceae DC. и др., а также природы раскрывания стручков и оконцевых коробочек (Fensterkapseln). Однако ему так и не удалось систематизировать все выявленные им типы раскрывания и распадения плодов и построить таким образом собственную естественную классификацию типов раскрывания плодов.

Развивая идеи H. Winkler (1936, 1939, 1940, 1941), K. Stopp (1950) создал новую классификацию типов раскрывания плодов, положив в ее основу критерий гомологичности способов раскрывания плодов, возникающих из разных гинецеаль-

ных систем. Так, ему удалось довольно убедительно продемонстрировать гомологию между септицидным типом раскрывания синкарпиев и дизъюнктивным паракарпиев и лизикарпиев, которая была, кстати, еще обнаружена L.-C. Richard (1808). K. Stopp (1950) разделил все типы раскрывания плодов на две большие группы. Первую составили септицидия и вентрицидия, при которых пластинка плодолистика остается целой. Во вторую группу попали типы, приводящие к нарушению целостности плодолистика, как периклинальные (поперечно-кольцевое раскрывание крыночек), так и антиклинальные (септифрагия и локулицидия). Подобное разграничение, принятое позднее и I. Roth (1977), действительно отражает эволюционную продвинутость типов раскрывания, нарушающих целостность пластинки плодолистика, относительно вентрицидии и септицидии. Но и оно не проясняет морфогенетические связи между двумя упомянутыми группами. Введение дополнительных понятий типа разделения фанеротетического («phanerothetisch»: разделение по наружным частям плодолистиков в ценокарпии) и криптотетического («kryptothetisch»: тангенциальное разламывание септ ценокарпия [разламывание перегородок]) лишь усложнило и без того перегруженный терминологический аппарат. Однако установление морфогенетических связей между некоторыми типами раскрывания было большим прогрессом в новой классификации. K. Stopp (1950) установил, что порицидия является лишь своеобразной формой (Sonderform) локулицидии, плацентицидия (Placentizidie) – это тоже уклоняющаяся форма локулицидии, а колумницидия (Columnizidie) – это Sonderform, но уже септифрагии. Остальные виды раскрывания были выделены в отдельные типы плодов: крыночки (Deckelkapseln), дробные плоды (Bruchfrüchte), рамковые бобы (Rahmenhülsen), разделяющиеся плоды (Spaltfrüchte) и дырчатые коробочки (Lochkapseln). Выделение своеобразных типов раскрывания в отдельный тип плодов, заимствованное у H. Winkler (1936–1941), едва ли было удачным, поскольку скрадывало в классификации существенные морфогенетические связи между ними и другими основными типами раскрывания (вентрицидия, локулицидия и т.п.).

Этот недостаток был удачно обойден M. Baumann-Bodenheim (1954) в его новой классификации типов раскрывания плодов, созданной специально для оригинальной типологии плодов. Он выделил девять элементарных типов раскрывания: ventricid, carpellicid, loculicid, dorsicid, columnicid, oricid, segmenticid, poricid, foraminicid, fimbricid и squamicid. Однако эта система была несвободна от недостатков другого порядка. Так, несмотря на установленную K. Stopp (1950) гомологию между колумницидией (септицидно-латеральное раскрывание (по Н. Кадену, 1962), оставляющее колонку в центре плода) и септифрагией, M. Baumann-Bodenheim трактует колумницидный тип как элементарный, хотя он по сути является сложным (комбинация септицидного и бокового). Но M. Baumann-Bodenheim ошибочно использовал этот термин вместо традиционного бокового у синкарпиев с разламывающимися (преломляющимися) перегородками. Локулицидное раскрывание ценокарпиев в трактовке M. Baumann-Bodenheim (1954), еще со времен L.-C. Richard (1808) топографически соответствовавшее дорсицидному апо-

карпиев, вдруг оказалось на месте бокового раскрывания. M. Baumann-Bodenheim (1954) исключил из своей системы септицидное раскрывание, заменив его на более общее – «карпеллицидное» (заимствованное у G. Beauvisage (1889)). Но созданная система так и не стала общеупотребительной.

В 1962 году Н.Н. Каден предпринял попытку создать новую классификацию типов раскрывания плодов для более полного и точного описания типов плодов, положив в ее основу выше описанный подход G. Beauvisage (1889) с учетом новых данных, полученных H. Winkler (1936, 1941) и K. Stopp (1950). В итоге он получил систему, состоявшую из 19 продольных типов (четыре – у апокарпиев, десять – у ценокарпиев, четыре – у паракарпиев и лизикарпиев) и пяти немеридиональных, включая «неправильное» (Каден, 1964). Однако, как и G. Beauvisage (1889), Н.Н. Каден довольно механистически отнесся к выделению типов раскрывания: оба исследователя упоминают в своих системах септицидно-дорсальный тип раскрывания синкарпиев, который в действительности не существует в природе, и оба исследователя недоумевают по поводу этого отсутствия в описаниях систематиков. Из приведенного примера видно, что хотя классификации G. Beauvisage и Н.Н. Кадена были естественными, но в той и другой совершенно отсутствовал морфогенетический подход, ярко продемонстрированный K. Stopp (1950). Иначе Н.Н. Каден не повторил бы ошибки своих предшественников, Th. Lestiboudois (1853–1855) и G. Beauvisage (1889) в терминологическом разделении гомологичных друг другу септицидного раскрывания у синкарпиев и раскрывания по границам срастания плодолистиков у паракарпиев и лизикарпиев (септицидия/дизъюнкция), что существенно затемняло генетическое сходство и единую природу обоих типов раскрывания. Значительным вкладом Н.Н. Кадена в изучение раскрывания плодов было его наиболее полное выявление всех мыслимых и даже теоретически возможных типов, что прежде никому не удавалось сделать. Попытки Р.Е. Левиной (1987 : 14) упростить эту систему, избавившись от ряда несуществующих и редких типов, и в итоге придя ко всего 11 типам, – едва ли можно оценить положительно, поскольку в результате этой «реформы» были утеряны ряд типов, несвойственных для плодов растений умеренных широт, что нанесло значительный ущерб энциклопедичности и системности классификации Н.Н. Кадена.

Система Н.Н. Кадена, несмотря на целый ряд неоспоримых достоинств, осталась неизвестной зарубежным ботаникам, среди которых наиболее популярными и доступными (в смысле языка) оставались системы K. Stopp (1950) и M. Baumann-Bodenheim (1954). В созданной позже A. Radford (1974) новой классификации типов раскрывания плодов все типы раскрывания рассматривались в качестве эпитетов к типу плода коробочка. Тем самым A. Radford (1974) продемонстрировал, что в своей классификации он продолжает, несмотря на критику Н.Н. Кадена (1964), следовать давно устаревшей доктрине «железной тетрады плодов» – ягода – костянка – коробочка – орех (Schleiden, 1843; Beauvisage, 1889), – среди которых раскрываться могла только коробочка. Так был проигнорирован тот факт, что раскрывание присуще плодам и с другой консистенцией

околоплодника. К примеру, еще W.R. McNab (1871) упоминал о раскрывающихся костянках (*Juglans* L.) и даже раскрывающихся ягодах (*Myristica fragrans* L., *Ecballium elaterium* (L.) A. Rich., *Nuphar advena* (Soland.) R. Br.). Однако несмотря на этот большой недостаток и отсутствие морфогенетического подхода к классификации типов, терминологическая система, созданная A. Radford (1974), несомненно, была большим достоинством его классификации. Эта терминология, построенная на принципах, заложенных еще L.-C. Richard (1808), и таким образом сохранившая преемственность с классическими терминами и понятиями, – основывалась на терминоэлементе -cidal и с помощью ряда определенных префиксов (и морфем) достаточно легко и однообразно описывала часто встречающиеся у цветковых типы раскрывания их плодов. Так, им были выделены следующие типы: acrocidal (щелями у верхушки: *Staphylea*), denticidal (зубчиками: *Cerastium*), loculicidal (*Epilobium* L.), poricidal (порами: *Triodanis* L.), septicidal (*Penstemon* L.), а также классические septifragal (*Ipomoea* L.), circumscissile (*Plantago* L.) и operculate (*Papaver* L.). A. Radford показал важность применения удобной, обозримой и системной терминологии для описаний типов плодов, которая в свое время содействовала успеху первой естественной классификации типов раскрывания плодов Th. Lestiboudois (1853–1855) и, напротив, затормозила продвижение системы Н.Н. Кадена (1962, 1964), чрезвычайно усложненной терминологически.

Таким образом, на примере истории развития представлений о раскрывании плодов и их типах мы пришли к осознанию необходимости создания новой морфогенетической классификации типов раскрывания плодов – качественно новой ступени нашего знания после всех искусственных и естественных систем. Она призвана выявить все разнообразие способов раскрывания, а также объяснить их происхождение и эволюцию в целом, предоставив в распоряжение современной систематики целый ряд новых ценных признаков для классификации цветковых. Консервативность плана раскрывания плодолистика, проявляющаяся однообразно как у апокарпиев, так и у нижних ценокарпиев, будет являться гарантом высокой систематической значимости признаков раскрывания плодов. Однако, как мы показали выше, успех новой системы будет напрямую зависеть в первую очередь и от терминологии, которая будет использована для описания типов в новой системе. Особое внимание в этой связи должно быть уделено разработке русской национальной терминологической системы, пока полностью отсутствующей в современной карпологии.

Настоящая работа выполнена в рамках проектов «Плоды России» (I-TM34-96) и «Плоды Евразии/Fruits of Eurasia» (GEN-1-96).

ЛИТЕРАТУРА

Доуэльд А.Б. Расседание, разверзание, растрескивание, вскрывание или раскрывание плодов? // Turczaninowia, 2004. – Т. 7, вып. 4. – С. 47–59.

Зажурило К.К. Современные проблемы анатомии в карпологии // Тр. Воронежск.

гос. ун-та, 1935. – Т. 7. – Бот. отд. – С. 21–42.

Зажурило К.К. Следы эволюции плодов в их анатомическом строении // Тр. Воронежск. гос. ун-та, 1936. – Т. 9. – Бот. отд. Вып. 1. – С. 5–27.

Зажурило К.К. Функциональные рудименты в плодах амурского бархата *Phellodendron amurense* Rupr. // Тр. Воронежск. гос. ун-та, 1939. – Т. 11. – Бот. отд. Вып. 2. – С. 7–12.

Каден Н.Н. Генетическая классификация плодов // Вестник Московск. ун-та, 1947. – № 12. – С. 31–42.

Каден Н.Н. Типы продольного вскрывания плодов // Бот. журн., 1962. – Т. 47, № 4. – С. 495–505.

Каден Н.Н. Основы эволюционной морфологии плодов / Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – М., 1964. – 18 с.

Левина Р.Е. Морфология и экология плодов. – Л., 1987. – 160 с.

Линней К. Философия ботаники. Пер. с лат. Н.Н. Забинковой, С.В. Сапожникова. – М., 1989. – 456 с.

Baumann-Bodenheim M.G. Beiträge zur Morphologie und Terminologie der Gynoeceen und Früchte und zum Fruchtsystem der Angiospermen. I. Prinzipien eines Fruchtsystems der Angiospermen // Ber. Schweiz. bot. Ges., 1954. – Bd. 64. – S. 94–112.

Beauvisage L. Remarques sur la classification des fruits et la déhiscence des capsules // Bull. Soc. bot. Lyon., 1889. Sér. 2. – T. 6 (1888). – P. 120–142.

Beck G.R. von Mannagetta. Frucht und Same // Handwörterbuch der Naturwissenschaften. 1913. – Bd. 4. Fluorgruppe-Gewebe. – S. 378–411.

Bischoff G.W. Handbuch der botanischen Terminologie und Systemkunde. – Bd. 1. – Nürnberg, 1833. – 581 S.

Brousse P. Quelques mots sur l'étude des fruits. – Montpellier, 1880. – 156 p.

Candolle A.P. de. Théorie élémentaire de la botanique, ou exposition des principes de la classification naturelle et de l'art de décrire et d'étudier les végétaux. – Paris, 1813. – 500 p.

Candolle A.P. de. Organographie végétale ou description raisonnée des organes des plantes, pour servir de suite et de développement à la théorie élémentaire de la botanique et d'introduction à la physiologie végétale et à la description des familles. 2 vols. – Paris, 1827. – 558, 304 p.

Caruel T. Classification des fruits // Bull. Soc. bot. France., 1886. – T. 33. – P. 117–122.

Cesalpini A. De plantis libri XVI. Ad serenissimum Frantiscum Medicem, Magnum Aestruriae Ducem. – Florentiae, 1583. 621+50 p.

Clos D. Des caractères du péricarpe et de sa déhiscence pour la classification naturelle // Mém. Acad. Sci. Toulouse, 1873. – Sér. 7. – T. 5. – P. 1–64.

Duchartre P.É. S. Éléments de botanique comprenant l'anatomie, la physiologie des plantes, les familles naturelles et la géographie botanique. 2 ed. – Paris, 1877. VIII, 1272 p.

Fahn A., Zohary M. On the pericarpial structure of the legumen, its evolution and relation to dehiscence // Phytomorphology, 1955. – Vol. 5, № 1. – P. 99–111.

Gærtner J. De fructibus et seminibus plantarum. Accedunt seminum centuriæ quinque priores cum tabulis æneis LXXIX. – Bd. 1. – Stutgardiæ, 1788. – 390 S.

Germain de Saint-Pierre E. De la déhiscence des fruits // Bull. Soc. Bot. France, 1869. – T. 16. – P. 289–292.

Goethe J.W. Von. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. – Gotha, 1790. – 86 S.

Gray A. The botanical text-book. Pt. 1. Structural botany. 6 ed. – New York, Chicago, 1880. – 528 p.

Grégoire V. L'organogénèse de l'ovaire et la déhiscence du fruit. (Note préliminaire) //

Bull. Soc. R. Bot. Belgique, 1924. – Sér. 2. – T. 6 (56), № 2. – P. 134–140.

Grew N. The Anatomy of Plants with an Idea of a Philosophical History of Plants. And several other Lectures, read before the Royal Society. – London, 1682. – 323 p.

Hermann P. Florae Lugduno-Batavae flores sive enumeratio stirpium horti Lugduno-Batavi methodo naturae vestigiis insistente dispositarum. – Lugduni Batavorum, 1690. – 267 p.

Juhnke G., Winkler H. Der Balg als Grundelement des Angiospermengynoeceums // Beitr. Biol. Pflanz., 1938. – Bd. 25. – S. 290–324.

Jung J. Isagoge phytoscopica, ut ab ipso privatis in collegiis auditoribus solita fuit tradi. Ad exempla, quæ ipse auctor summa diligentia deprehendebatus revidisse et multis locis sua manu locupletasse, accurata expressa. Rec. Jo. Vagetio. – Hamburgi, 1678. – 183 p.

Kamel G.J. Herbarum aliaramque stirpium in insula Luzone Philippinarum primariâ nascentium icones ab auctore delineatae ineditae, quarum syllabus in Joannis Raji Historiae plantarum tomo tertio // J. Ray. Historia plantarum ... . Vol. 3. Supplementum tomi I et II. 135 p. – London, 1704.

Kirschleger F. Essai sur les folioles carpiques ou carpidies dans les plantes angiospermes. Thèse Fac. Sci. Strasbourg. – Strasbourg, 1846. – 92 p.

Kyber D. Lexicon rei herbariae trilingve, ex variis et optimis, qui de Stirpium historia scripserunt, authoribus concinnatum per D. Kyberum. Argentinae, 1553. – 548 p.

Lestiboudois Th. Carpographie anatomique // C. R. Acad. Sci. Paris, 1853. – T. 37. – P. 69–74.

Lestiboudois Th. Carpographie anatomique // C. R. Acad. Sci. Paris, 1854. – T. 39. – P. 81–88, 218–255.

Lestiboudois Th. Carpographie anatomique // Ann. Sci. Nat. Bot., 1854. – Sér. 4. – T. 2. – P. 223–243.

Lestiboudois Th. Carpographie anatomique // Ann. Sci. Nat. Bot., 1855. – Sér. 4. – T. 3. – P. 47–72, 223–253.

Linné C. Philosophia botanica, in qua explicantur Fundamenta botanica cum definiotibus partium, exemplis terminorum, observationibus rariorum, adjectis figuris aeneis. – Stockholmiae, 1751. – 362 p.

Lozet Ch. Classification des fruits // Bull. Soc. d'hort. d'apicult. de Senlis, 1901. – T. 19. P. 355–361.

McNab W.R. Remarks on the classification of fruits // Nature (London). – 1871. – Vol. 4. № 102. – P. 475.

Radford A.E. Phytography. XI. Fruits // A.E. Radford, W.C. Dickison, J.R. Massey, C.R. Bell. Vascular plant systematics. – New York, etc., 1974. – P. 109–114.

Ray J. Historia plantarum species hactenus editas aliasque insuper multas noviter inventas et descriptas complectens. In qua agitur primo De plantis in genere, earumque partibus, accidentibus et differentiis; deinde genera omnia tum summa tum subalterna ad species usque infimas, notis suis certis et characteristicis definita, methodo naturae vestigiis insistente disponuntur; species singulae accurate describintur, synonyma necessaria adjiciuntur; vires denique et usus recepti compendii traduntur. 3 vols. – Londini, 1686–1704. 1944, 666+135+255 p.

Richard L.C.M. Démonstrations botaniques; ou, Analyse du fruit considéré en général. Publiées par H.A. Duval. – Paris, 1808. – 111 p.

Richard L.C.M. Analyse der Frucht und des Samenkorns. Nach der Duval'schen Ausgabe übersetzt, und mit vielen Zusätzen und Originalzeichnungen Richard's, so wie anderen Beiträgen vermehrt von F.S. Voigt. – Leipzig, 1811. – 216 S.

Richard L.C.M. Observations on the structure of fruits and seeds; comprising the author's latest corrections; and illustrated with plates and original notes by John Lindley. – London,

1819. – 100 p.

Roth I. Fruits of Angiosperms // Handbuch der Pflanzenanatomie. – Berlin, Stuttgart, 1977. – Bd. 10. – Teil 1. – S. 1–675.

Schleiden M. J. Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik, nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze. II Theil. Morphologie. Organologie. – Leipzig, 1843. – 564 S.

Sperling J. Carpologia physica posthuma, opusculum utile ac jucundum. Nunc primùm prodiens è muséo Georgi Casp. Kirchmaier. – Wittebergae, 1661. – 270 p.

Sperling J. Carpologia physica posthuma opusculum utile ac jucundum, nunc secundùm prodiens è muséo Georgi Casp. Kirchmajeri. Wittebergæ, 1668. – 230 p.

Spjut R.W. A systematic treatment of fruit types // Mem. New York Bot. Gard, 1994. – Vol. 70. – P. 1–182.

Stopp K. Karpologische Studien I. Vergleichend-morphologische Untersuchungen über die Dehiszenzformen der Kapselfrüchte // Abh. math.-naturwiss. Kl. Akad. Wiss. Lit. Mainz. 1950, Jahrg. – № 7. – S. 165–210 (3–56).

Winkler H. Septizide Kapsel und Spaltfrucht // Beitr. Biol. Pflanz., 1936. – Bd. 24, № 2. – S. 191–200.

Winkler H. Versuch eines “natürlichen” Systems der Früchte // Beitr. Biol. Pflanz., 1939. – Bd. 26, № 2. – S. 201–220.

Winkler H. Zur Einigung und Weiterführung in der Frage des Fruchtsystems // Beitr. Biol. Pflanz., 1940. – Bd. 27, № 1. – S. 92–130.

Winkler H. Altbekannte Fruchtformen in neuer Deutung // Sammelheft Jahresber. Schles. Ges. vaterl. Cult., 1941. – H. 113 (1940). – S. 13–40.

Национальный Институт карпологии
(Гертнеровский Институт)
г. Москва

Получено 15.11.2004 г.